Über die Anatomie der Assimilationswurzeln von Taeniophyllum Zollingeri

von

Josef Müller.

Aus dem botanischen Institute der Universität Graz.

(Mit 1 Doppeltafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 16. November 1900.)

Auf die dorsiventrale Ausbildung von Luftwurzeln hat zuerst Janczewski aufmerksam gemacht in seiner Arbeit: »Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées«,[1] worin er die Luftwurzeln von *Eria laniceps, Oncidium sphacelatum, Epidendron nocturnum, Sarcanthus rostratus, Phalaenopsis amabilis* und *Aeranthus fasciola* eingehend beschreibt. Eine *Polyrrhiza*-Art untersuchte Palla: »Zur Anatomie der Orchideen-Luftwurzeln«.[2] Die ersten anatomischen Angaben über *Taeniophyllum Zollingeri* finden wir erst in Goebels »Pflanzenphysiologischen Schilderungen«, I, 1889, S. 193; er berührt hier kurz den Bau der Luftwurzeln dieser Orchidee und bildet eine ganze Pflanze, sowie einen schematischen Querschnitt durch eine Luftwurzel ab. Die Pneumathoden von *Taeniophyllum Zollingeri* wurden von Haberlandt[3] untersucht; er fand, dass die Innenwand der Pneumathodenzelle dort, wo sie an die Intercellularräume angrenzt, oft resorbiert wird, so dass eine offene Communication der Intercellularräume mit dem Lumen der Pneumathodenzelle zustande kommt. Über die Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri* publicierte

---

[1] Extrait des annales des sciences botaniques, T. II, 1885, p. 21.

[2] Diese Sitzungsberichte, 1889, Bd. XCVIII, Abth. I, S. 200 bis 207.

[3] Physiol. Pflanzenanatomie, Leipzig, 1896, S. 410.

Wiesner eine Abhandlung: »Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg. VI. Zur Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri.*«[1] Die beigefügte Tafel enthält zwei sehr naturgetreue Abbildungen dieser Orchidee.

Da, wie aus dem Gesagten hervorgeht, über die Anatomie von *Taeniophyllum Zollingeri* nur sehr wenig bekannt ist, so schien es wünschenswert, darauf näher einzugehen, und zwar umsomehr, als bei dieser interessanten Orchidee die Dorsiventralität der Assimilationswurzeln vielleicht noch schärfer als bei den bisher untersuchten Formen zum Ausdruck gelangt.

An dieser Stelle sei es mir erlaubt, Herrn Prof. Haberlandt, der mir einige in Alkohol conservierte, von ihm auf Java gesammelte Exemplare dieser Orchidee zur Untersuchung überließ und mich während der Arbeit durch Rathschläge aufs freundlichste unterstützte, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Der vegetative Körper dieser auf der Rinde verschiedener Holzgewächse vorkommenden Orchidee besteht fast ausschließlich aus dorsiventral gebauten, auf dem Substrat radiär sich ausbreitenden Luftwurzeln; Laubblätter sind nicht vorhanden, die Assimilationsthätigkeit ist, wie bei einigen anderen epiphytischen Orchideen, in die Luftwurzeln verlegt worden. Nur an der kurzen Blütenstandsaxe kommen einige sehr kleine, schuppenförmige Blätter vor.[2] Die Dorsiventralität der Luftwurzeln ist sehr ausgeprägt, wie wir weiter unten, bei der Beschreibung der einzelnen Gewebesysteme, näher sehen werden. Die Querschnittsform ist im allgemeinen eine ziemlich gestreckt querelliptische, wobei die dem Substrat zugewandte Seite, die Unterseite, in der Mitte etwas vorgezogen erscheint; seltener ist die Oberseite stärker nach außen gekrümmt und die Unterseite flachgedrückt. Übrigens variiert die Querschnittsform nicht selten, und zwar sowohl an den einzelnen Stellen einer und derselben Wurzel, als auch bei verschiedenen

---

[1] Diese Sitzungsberichte, 1897, Bd. CVI, Abth. I.

[2] Wiesner, l. c., S. 81.

Wurzeln; entweder nähert sie sich einem an den Ecken breit abgestumpften gleichschenkeligen Dreiecke oder einem Kreise, oder, was seltener der Fall ist, sie streckt sich sehr stark der Quere nach, so dass die Wurzel oben und unten sehr flachgedrückt erscheint. Fast ihrer ganzen Länge nach sind die Wurzeln (abgesehen von einigen ringförmigen oder seitlichen Einschnürungen und einigen etwas unregelmäßig verdickten Krümmungsstellen) von ziemlich gleicher Breite; dieselbe schwankt zwischen 2 und 3 *mm.* Erst in unmittelbarer Nähe der Vegetationsspitze verjüngt sich die Wurzel und endigt entweder spitz oder etwas abgerundet. Auch gegen die Basis ist eine Verschmälerung zu beobachten. Die ausgebildete Wurzel besteht, wie bei den übrigen epiphytischen Orchideen, aus der Wurzelhülle, der Exodermis, dem Rindenparenchym und dem Gefäßbündel mit der Endodermis (Fig. 1). Im Nachstehenden soll der feinere Bau dieser einzelnen Theile näher betrachtet werden.

Die Wurzelhülle.

Bei *T. Zollingeri* ist die Wurzelhülle zweischichtig und an ausgewachsenen Wurzelpartien ausschließlich auf die Unterseite beschränkt; auf der Oberseite sind in der Regel nur noch die der Epidermis aufliegenden Innenwände und die Basaltheile der Seitenwände der Wurzelhüllzellen der inneren Schichte erhalten, so dass die Oberseite auf dem Querschnitte eine zackige Begrenzung erhält. Seltener sind auch an älteren Partien der Luftwurzeln auf der Oberseite noch die verhältnismäßig kleinen Zellen der inneren Schichte vorhanden.

Auf Querschnitten besitzen die einzelnen Zellen eine annähernd isodiametrische Gestalt, auf Flächenschnitten erscheinen sie bald so lang als breit, bald nach der Längsaxe der Wurzel etwas gestreckt, wobei sie an ihren Enden entweder abgestumpft oder schwach zugespitzt sind. Die der äußeren Schichte angehörigen Zellen sind erheblich größer als die unmittelbar an die Exodermis angrenzenden und wachsen, hauptsächlich gegen die Mitte der Unterseite, zu ziemlich langen Wurzelhaaren aus, die das Anheften an das Substrat bewerkstelligen. Da die Wurzelhaare bei Lostrennung der

Pflanze von der Rinde sehr leicht abreißen, so sind sie auf Schnitten durch die Wurzel verhältnismäßig selten zu sehen.

Die Zellwände der Wurzelhülle sind, mit Ausnahme der an die Exodermis angrenzenden Innenwände, netzmaschig verdickt, wobei an den Radialwänden die meist länglichen, spindelförmigen oder an einem Ende zugespitzten, am anderen abgerundeten Maschen senkrecht zur Oberfläche der Wurzel orientiert sind. Die zwischen den Zellen der äußeren und jenen der inneren Schichte gelegenen Tangentialwände sind gewöhnlich gleichmäßig schwach verdickt. Die äußeren Tangentialwände sind breit durchlöchert oder fehlen fast gänzlich, so dass die in den äußeren Wurzelhüllzellen[1] enthaltene Luft in directer Communication mit der Atmosphäre steht; außerdem besteht eine directe Verbindung der äußeren Wurzelhüllzellen mit den inneren, indem sich an Stelle von unverdickten Membranpartien Löcher befinden. Dadurch erklärt sich das rasche Aufsaugen von Wasser seitens der Wurzelhülle und das Vorkommen von Algen und Cyanophyceen auch in den inneren Wurzelhüllzellen.

Etwas abweichend gebaut sind die unmittelbar oberhalb der später zu besprechenden »Durchlasszellen« der Exodermis gelegenen Wurzelhüllzellen. Vor allem sei erwähnt, dass oberhalb der Durchlasszellen oft drei Zellagen sich befinden,[2] indem an den betreffenden Stellen der inneren Schichte von Wurzelhüllzellen sich zwei Etagen von je 2 bis 4 Zellen befinden, die auch bei anderen Luftwurzeln vorkommen und von Leitgeb[3] »Deckzellen«[3] genannt wurden (Fig. 1, 2, 4, *d*). Die zu innerst liegenden Deckzellen unterscheiden sich von den übrigen Wurzelhüllzellen der zweiten Schichte auch durch die Beschaffenheit ihrer den Durchlasszellen anliegenden Innenwände. Letztere sind nämlich bis zur Mittellamelle von dichten, gegen

---

[1] Falls sie keine Wurzelhaare besitzen.

[2] Strenge genommen ist also die Wurzelhülle nicht überall, sondern nur über gewöhnlichen Exodermizellen zweischichtig.

[3] H. Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, mathem.-naturw. Classe, XXIV. Bd., 1864, S. 194.

die letztere sich häufig trichterförmig erweiternden Tüpfeln[1] durchbrochen, denen aber auf der anderen Seite der Mittellamelle (in der Außenwand der Durchlasszelle) keine correspondierenden Tüpfelcanäle entsprechen. Da aber die Deckzellen meistens nicht genau auf die Durchlasszellen passen, sondern in ihrem Complexe auch oberhalb der angrenzenden gewöhnlichen Exodermiszellen zu liegen kommen, so ist die eben erwähnte Tüpfelung der Innenwände der Deckzellen oft nicht nur auf den Umfang der Durchlasszellen beschränkt, sie tritt vielmehr in größerer oder geringerer Ausdehnung auch über gewöhnlichen Exodermiszellen auf (Fig. 2 und 4). Es kann auch vorkommen, dass nicht bei allen Deckzellen, sondern nur bei einer oder zweien derselben die Innenwände von Tüpfelcanälen durchsetzt sind, während die übrigen eine gleichmäßige Verdickung aufweisen. Auch die Innenwände der übrigen, über gewöhnlichen Exodermiszellen befindlichen Wurzelhüllzellen der inneren Schichte können hie und da Spuren von Tüpfeln aufweisen, die aber beiweitem nicht so scharf hervortreten als die der Deckzellen.

Die Exodermis.

Unterhalb der Wurzelhülle befindet sich eine Zellschichte, die von früheren Autoren mit dem Namen »Endodermis« belegt wurde, die man aber später, zur Unterscheidung von der das Gefäßbündel umgebenden gleichnamigen Schichte, als »Exodermis« bezeichnet hat.

Da nach dem Abwerfen der Wurzelhülle die Exodermis auf der Oberseite frei zutage tritt, so muss sie an dieser Stelle die Function, die der Epidermis anderer Pflanzen zukommt, verrichten; sie muss die Wurzel hauptsächlich vor mechanischen Verletzungen und vor zu starker Transpiration schützen. Auf der gegen das Substrat zugekehrten Seite ist diese Schutzbedürftigkeit natürlich in beiderlei Hinsicht geringer. Wegen dieser, sowie auch wegen anderer, später zu erörternder Verschiedenheiten der Functionen auf Ober- und Unterseite ist

[1] Durch diese charakteristische Beschaffenheit der Innenwände, aber natürlich auch durch ihre Lage oberhalb der Durchlasszellen, sind auf Tangentialschnitten die innersten Deckzellen sehr leicht zu erkennen.

es begreiflich, dass die Dorsiventralität an dieser Zellschichte ziemlich scharf zum Ausdrucke gelangt.

Die Exodermis besteht der Hauptmasse nach aus gestreckten Zellen (»Langzellen«). Diese sind prismatisch und erscheinen auf Querschnitten nicht oder nur schwach radiär gestreckt; auf Tangentialschnitten sind sie etwa sechs- bis zehnmal so lang als breit. Die auf der Oberseite liegenden sind stets erheblich größer als die der Unterseite, ihre Außenwände sind stark verdickt; ebenso die Seitenwände, mit Ausnahme einer mittleren, ziemlich dünnwandigen Partie. Die unteren, an die Innenwände angrenzenden Theile der Seitenwände sind übrigens meist schwächer verdickt als die oberen Theile und gehen mehr allmählich in die mittlere unverdickte Membranpartie über, während der Übergang auf der oberen Seite ein ziemlich scharfer ist. Die Innenwände sind nur wenig verdickt. Die Exodermiszellen der Unterseite sind zwar in ganz analoger Weise, jedoch erheblich schwächer verdickt, was ja in Hinblick auf die geringere Schutzfunction dieses Theiles der Exodermis begreiflich erscheint. Die Exodermiszellen sind in der Regel nur in den jüngeren Theilen der Wurzel lebend.

In Bezug auf die chemische Beschaffenheit der Zellwände wäre Folgendes zu erwähnen. Dieselben bestehen aus abwechselnd dicken und dünnen Lamellen. Die dicken Schichten, und zwar hauptsächlich die innerste und äußerste, färben sich mit Chlorzinkjodid schmutzig-grauviolett; mit Phloroglucin und Salzsäure färbt sich die mittlere Partie ziemlich intensiv roth während die äußere und die innere fast gar nicht gefärbt werden (Fig. 5 und 6). Die dünnen Lamellen lösen sich in Schwefelsäure nicht auf. Daraus geht hervor, dass die äußeren und inneren dicken Schichten hauptsächlich aus Cellulose bestehen, während die mittlere verholzt ist; die zwischen den dickeren Schichten gelegenen Lamellen sind verkorkt.[1]

Das Gesagte bezieht sich auf die Exodermiszellen der Oberseite; für die der Unterseite gilt im wesentlichen dasselbe,

---

[1] Ein regelmäßiges Abwechseln von verkorkten und nicht verkorkten Schichten hat v. Höhnel bei den Korkzellen von *Cytisus Laburnum* nachgewiesen. (Über Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Diese Sitzungsberichte I. Abth., Bd. LXXI, 1877.)

nur treten hier die Verhältnisse wegen der geringen Mächtigkeit der Verdickungsschichten nicht so klar hervor.

Eine zweite Art von Exodermiszellen sind die sogenannten »Durchlasszellen« oder »Kurzzellen«. Bei *T. Zollingeri* kommen sie ausschließlich auf der Unterseite vor und liegen meist zwischen den Enden zweier gewöhnlicher Exodermiszellen (Fig. 4, *k*). Sie sind, wie bereits ihr Name aussagt, durch die kurze, sowohl auf Längs-, als auf Querschnitten annähernd isodiametrische Form charakterisiert; ihre wichtigste Eigenschaft ist aber die Dünnwandigkeit und der Besitz eines lebenden Plasmakörpers, der einen großen Zellkern enthält. Meist sind sie in die Exodermis etwas eingesenkt und, wie bereits erwähnt, besitzen die daran angrenzenden Innenwände der Deckzellen zahlreiche Tüpfelcanäle (Fig. 2).

Die Function der Kurzzellen besteht bekanntlich in der Herstellung einer Communication des Rindenparenchyms mit der Wurzelhülle. Trotzdem sind ihre Zellwände etwas verkorkt.[1]

An älteren Theilen der Wurzel können sie aber auch verstopft werden, indem sich zwei Rindenparenchymzellen, die durch den Mangel an Chlorophyll und etwas verdickte Wände von den übrigen leicht zu unterscheiden sind, in die Durchlasszellen einkeilen und so die Verstopfung derselben bewerkstelligen (Fig. 3). Nur in einem einzigen Falle habe ich bereits 1 *cm* unterhalb der Wurzelspitze verstopfte Kurzzellen angetroffen.

Ebenfalls nur auf der Unterseite, und zwar in zwei Längsreihen angeordnet, von denen je eine zwischen dem Seitenrande und der Mittellinie sich befindet, kommen andere dünnwandige Zellen vor, die mit einigen angrenzenden Rindenparenchymzellen die »Pneumathoden« (Durchgangsstellen für Gase) bilden. Solche »Pneumathodenzellen« haben mit den Durchlasszellen die Dünnwandigkeit gemeinsam; sie sind aber im reifen Zustande stets mit Luft erfüllt und in die Exodermis meist nicht eingesenkt; die darüber befindlichen Innenwände der Wurzel-

---

[1] Verkorkung der Kurzzellen hat v. Höhnel bei *Hartwegia comosa*, *Stanhopea insignis* und *Cyrtochilum stellatum* nachgewiesen. L. c., S. 133 und 140.

hüllzellen sind nicht von Tüpfelcanälen durchsetzt. Auf Tangentialschnitten erscheinen sie spindelförmig gestreckt. Ihre Zellwände sind nur schwach verkorkt. Die an die Pneumathodenzellen angrenzenden Rindenparenchymzellen sind von den übrigen abweichend gebaut: sie sind in zwei, sehr selten in drei Längsreihen unterhalb der Pneumathodenzelle angeordnet, besitzen kein Chlorophyll, dagegen einen wohlentwickelten, einen großen Kern einschließenden Plasmakörper; von Janczewski[1] wurden sie als »cellules aquifères« bezeichnet.

Von wesentlicher Bedeutung ist die Thatsache, dass diese Zellen an Intercellularräume angrenzen, die im wesentlichen eine der Innenseite der Pneumathodenzelle angrenzende Längsspalte bilden, und dass, wie Haberlandt[2] gezeigt hat, die Innenwand der Pneumathodenzelle über dieser Spalte oft theilweise resorbiert ist, so dass das Lumen der letzteren mit den Intercellularräumen direct communiciert.

In Bezug auf die Function der »cellules aquifères« scheint nichts bekannt zu sein; jedenfalls werden dieselben beim Vorgange des Gaswechsels eine Rolle spielen, und es wäre nicht unmöglich, dass zeitweise eine Formveränderung derselben stattfindet, so dass, je nach Bedarf, die Intercellularspalte verengt oder erweitert wird. Natürlich müsste man, um dies zu constatieren, Versuche und genaue Messungen an lebenden Pflanzen anstellen. Ich möchte nur noch erwähnen, dass, wie aus den Zeichnungen, die Herr Prof. Haberlandt in Buitenzorg nach lebenden Pflanzen gemacht hat,[3] ersichtlich ist, bei diesen die Intercellularräume bedeutend breiter als bei den mir vorliegenden, in Alkohol conservierten Pflanzen sind.

Außer den genannten kommen aber noch andere dünnwandige Exodermiszellen vor, die sich häufiger auf der Oberseite befinden. Oft sind sie in größerer Anzahl nebeneinander gelagert, was bei den Pneumathoden- und Durchlasszellen fast nie der Fall ist; nur sehr selten habe ich zwei Durchlasszellen

---

[1] L. c., S. 21,

[2] L. c.

[3] L. c., S. 410, Fig. 171.

nebeneinander angetroffen. Bereits sehr frühzeitig scheint der Plasmakörper dieser dünnwandigen Exodermiszellen abzusterben. Merkwürdig ist das Verhalten der unter den letzteren befindlichen Rindenparenchymzellen. Diese sind stets chlorophyllos, enthalten, wenigstens bis zu einem gewissen Stadium, einen ziemlich großen Zellkern, ihre an die in Rede stehenden, dünnwandigen Exodermiszellen anschließenden Zellwände sind verdickt und verkorkt, was übrigens, obwohl in geringerem Maße, auch für die übrigen Wände gilt.

Diese eben beschriebenen Rindenparenchymzellen kommen auf dem Querschnitte meist zu zweien nebeneinander unterhalb einer isoliert auftretenden, dünnwandigen Exodermiszelle vor (Fig. 8 und 11); sind dagegen von den letzteren mehrere nebeneinander gelegen, so treten auch die ersteren in größeren Complexen auf (Fig. 9 und 10). Im erstgenannten Falle sind diese chlorophyllosen Rindenparenchymzellen keilförmig, im zweiten pallisadenförmig; stets keilen sie sich in die dünnwandigen Exodermiszellen mehr oder weniger ein, ja sie können das Lumen derselben gänzlich ausfüllen, so dass sie mit den an dieser Stelle befindlichen Resten der Wurzelhülle (oder wenn auf der Unterseite, mit der ausgebildeten Wurzelhülle selbst) in directen Contact zu kommen scheinen; in der That sind aber noch die sehr zarten Zellwände der dünnwandigen Exodermiszellen dazwischen.

Die Lagen dieser keil- oder pallisadenförmigen Rindenparenchymzellen haben eine größere Ausdehnung als die daran angrenzenden dünnwandigen Exodermiszellen. Man bekommt daher auf Schnitten, die durch das Ende solcher Zellcomplexe geführt worden sind, Bilder, wo keil- oder pallisadenförmige Zellen unter normale Exodermiszellen zu liegen kommen. (Fig. 1, *v*, Fig. 12.)

Die größte Anzahl von nebeneinanderliegenden pallisadenförmigen Zellen, die sich in die daran angrenzenden dünnwandigen Exodermiszellen einkeilen, ist ungefähr in der Mitte des ganzen Zellcomplexes vorhanden; Querschnitte, die gegen die Endtheile desselben geführt worden sind, zeigen eine geringere Anzahl von pallisadenförmigen Zellen und an den Enden selbst sind meist nur zwei keilförmige Zellen zu sehen.

Dies hängt mit der Form solcher Zellcomplexe innig zusammen; dieselben sind nach der Längsrichtung der Wurzel gestreckt, in der Mitte am breitesten, gegen die Enden verschmälert. Es ist also klar, dass in der Mitte eine größere Anzahl von pallisadenförmigen Zellen nebeneinander Platz haben als in der Nähe der Endtheile.

Wenn auf einem Querschnitte zwei keilförmige Zellen zu sehen sind, so braucht nicht immer das Ende eines Zellcomplexes vorzuliegen, der in seiner Mitte eine größere Anzahl nebeneinanderliegender pallisadenförmiger Zellen besitzt; es kann sich in diesem Falle auch um irgend eine Stelle eines Zellcomplexes handeln, der seiner ganzen Länge nach nur aus einer dünnwandigen Exodermiszelle und zwei Reihen von keilförmigen Zellen besteht. Fig. 13 zeigt einen solchen Zellcomplex in der Flächenansicht.

Bei Betrachtung solcher Bilder, wie sie in Fig. 8 und 9 dargestellt sind, kann man leicht den Eindruck gewinnen, als ob die Exodermiszellen an dieser Stelle auseinander gewichen wären und sich zwei oder mehrere darunterliegende Rindenparenchymzellen dazwischen eingekeilt hätten; denn wegen der Dünnwandigkeit ist die zellige Natur der über den keilförmigen Zellen gelegenen Räume nicht leicht zu erkennen, und man ist sehr leicht geneigt, dieselben als Intercellularräume anzusehen. Gegen diese Auffassung sprechen aber vor allem solche Bilder, wo bei zwei oder mehreren nebeneinander liegenden, dünnwandigen Exodermiszellen eine oder mehrere dünne Radialwände sichtbar sind (Fig. 10, *r*); zweitens das Vorhandensein einer oft lückenlosen Schicht von kleinen Wurzelhüllzellen, wie sie als Reste der abgeworfenen Wurzelhülle auf der Oberseite manchmal vorkommen (Fig. 8). Wäre ein Auseinanderweichen der Exodermiszellen erfolgt, so müsste auch ein Auseinanderweichen der kleinen Wurzelhüllzellen stattgefunden haben.

Aber nicht nur unter solchen, sehr zarten, sondern auch unter ziemlich normalen, jedoch weniger stark verdickten Exodermiszellen können keilförmige Zellen entstehen.

Eine weitere Art des Auftretens der keil- oder palissadenförmigen Rindenparenchymzellen ist die, dass sie sich nach

mechanischen Beschädigungen der Exodermis ausbilden. Sei es, dass nur die Außenwand einer Exodermiszelle oder ein ganzer Complex mechanisch verletzt worden ist, so verlieren die darunter befindlichen Rindenparenchymzellen ihre Chloroplaste und verdicken hauptsächtlich ihre, nun an die Außenwelt angrenzenden Zellwände. Mit concentrierter Schwefelsäure behandelt, lösen sich dieselben nicht auf. Aber nicht nur die Rindenparenchymzellen der unmittelbar unter der Exodermis gelegenen Schichte haben die Fähigkeit, sich in der genannten Weise umzugestalten; hat eine Verletzung sowohl der Exodermis, als auch eines Theiles des Rindenparenchyms stattgefunden, so modificieren sich in derselben Weise die an der verletzten Stelle zunächst befindlichen, intact gebliebenen Rindenparenchymzellen. Es sei bemerkt, dass diese, infolge mechanischer Eingriffe umgewandelten Rindenparenchymzellen viel unregelmäßiger sind, als die unterhalb dünnwandiger Exodermiszellen befindlichen; die übrigen Eigenschaften sind beiden gemeinsam.

Was die Function dieser modificierten Rindenparenchymzellen anbelangt, so bilden sie bei Verletzungen wohl sicher ein Vernarbungsgewebe; für ihre Entstehung unter dünnwandigen Exodermiszellen ist die wahrscheinlichste Erklärung die, dass sie Verstopfungseinrichtungen darstellen, und zwar dürften sie vor allem den Zweck haben, die Transpiration, die durch die äußerst zarten Exodermiszellen in reichlichem Maße stattfinden würde, zu verringern; dafür spricht auch die Verkorkung ihrer Zellwände. Die Frage nach der Ursache des Vorkommens solcher zarter Exodermiszellen ist wohl schwer zu beantworten; eine Möglichkeit wäre die, dass wenigstens ein Theil dieser dünnwandigen Exodermiszellen reducierte Pneumathodenzellen repräsentieren, die, nachdem die Wurzel in der phylogenetischen Entwickelung ihren dorsiventralen Charakter erlangt hat, des Transpirationsschutzes halber auf der Oberseite rückgebildet worden sind; dass die mit dorsiventral gebauten Wurzeln versehenen Orchideen von Formen mit radiären Luftwurzeln abstammen, unterliegt keinem Zweifel. Diese Erklärung würde allenfalls auf die vereinzelten dünnwandigen Zellen passen; die Frage nach der Bedeutung großer Complexe solcher Zellen muss noch offen bleiben.

Das Rindenparenchym.

Die Zellen der äußersten, an die Exodermis angrenzenden und die der innersten, der Endodermis anliegenden Zellschichte sind kleiner als die übrigen Rindenparenchymzellen; von den letzteren sind die zu beiden Seiten des Gefäßbündels liegenden in die Quere gestreckt, die oben und unten gelegenen sind es nicht, oder nur sehr wenig; die an die Endodermis angrenzenden sind ziemlich regelmäßig radiär angeordnet. Auf Längsschnitten erscheinen fast sämmtliche Rindenparenchymzellen nach der Längsrichtung schwach gestreckt. Die einzelnen Zellen schließen nicht genau aneinander, sondern sie sind meist abgerundet und lassen daher zwischen sich meist kleinere Intercellularräume frei.

Entsprechend ihrer assimilierenden Thätigkeit sind die Rindenparenchymzellen mit Chloroplasten ausgestattet; und zwar befinden sich letztere hauptsächlich in den peripheren Zellschichten. Im assimilierenden Rindenparenchym treten Raphidenschläuche auf. Sie sind hauptsächlich peripher gelegen. Bereits sehr frühzeitig, an Stellen, wo noch einige Reste der Wurzelhaube zu sehen sind, werden Raphidenzellen in ihrer vollkommenen Ausbildung angetroffen.

Außerdem findet man hie und da zwischen den assimilierenden Zellen eingestreut vollkommen farblose, etwas verdickte Zellen, die sich ziemlich eng an die Nachbarzellen anschmiegen, weshalb sie nicht abgerundet, sondern eckig erscheinen. (Fig. 1, *w*.) Ihre Wände sind etwas verkorkt, während die der assimilierenden Rindenparenchymzellen sich mit Chlorzinkjod rein blau-violett färben. Über die Bedeutung dieser, anscheinend eine farblose Flüssigkeit enthaltenden Zellen bin ich nicht recht im Klaren; wahrscheinlich dürften sie aber mit den von Palla in seinem Beitrag »Zur Anatomie der Orchideen-Luftwurzeln«[1] bei *Polyrrhiza* sp. erwähnten »Wasserzellen« zu identificieren sein.

Die übrigen Arten von Rindenparenchymzellen sind bereits im vorhergehenden Abschnitte über die Exodermis beschrieben

[1] L. c., S. 203.

worden. Es sind dies die keil- oder palissadenförmigen Verstopfungszellen, die unterhalb dünnwandiger Exodermiszellen (hauptsächlich auf der Oberseite) und unter älteren functionsunfähig gewordenen Durchlasszellen entstehen. Es sei hier nur noch erwähnt, dass in solchen modificierten Rindenparenchymzellen bisweilen auch Raphidenbündel angetroffen werden, was dafür spricht, dass auch Raphidenzellen die Fähigkeit besitzen, sich in der beschriebenen Weise umzuändern und als Verstopfungseinrichtungen zu fungieren.

Schließlich ist auch das constante Auftreten eines Pilzes[1] zu erwähnen, und zwar stets in der mittleren Partie der Ventralseite. Die Pilzhyphen durchwuchern die dortigen Rindenparenchymzellen und knäueln sich in denselben zu Klumpen auf; im Inneren dieser Klumpen ist meist eine stärker lichtbrechende Masse zu sehen. Die von dem Pilze befallenen Zellen sind chlorophyllos und enthalten einen oft sehr großen, deutlichen Kern.

Das Gefäßbündel.

In der Längsaxe der Luftwurzel befindet sich das von einer Schutzscheide umgebene, hexarche, heptarche oder octarche Gefäßbündel (Fig. 7). Die Schutzscheide (»Endodermis«) besteht aus zweierlei Zellen: aus solchen mit ringsum verdickten Wänden und aus dünnwandigen plasmareichen »Durchlasszellen«. Bei *Aeranthus fasciola*, einer Form, deren Luftwurzeln mit jenen von *T. Zollingeri* eine große Ähnlichkeit haben, sollen nach Janczewski[2] auch die Durchlasszellen der Endodermis zuletzt ihre Wände verdicken. Bei *T. Zollingeri* dagegen habe ich bis in nächster Nähe der Wurzelbasis unverdickte Durchlasszellen gesehen.

Unterhalb der Endodermis befindet sich eine, von den weiter innen gelegenen Geweben nicht scharf abgegrenzte Zellschicht, das Pericambium. Dieses besteht ebenfalls aus zweierlei Zellen: dünnwandigen, plasmareichen Zellen, die sich

[1] Vergl. auch W. Wahrlich, Beitrag zur Kenntnis der Orchideenwurzelpilze. Botan. Zeit., 1886, S. 481 bis 488 und 497 bis 505.

[2] L. c., S. 16.

in der Anzahl von zwei bis drei unterhalb einer Durchlasszelle befinden; die übrigen haben etwas verdickte Zellwände. Unter den dünnwandigen Pericambiumzellen befinden sich die Gefäßplatten, unter den etwas dickwandigen die Leptombündel. Es wechseln also dünnwandige und mit schwach verdickten Wänden versehene Pericambiumzellen regelmäßig ab, indem sich die ersteren zwischen den Durchlasszellen und den Hadromelementen, die letzteren zwischen verdickten Endodermiszellen und Leptombündeln befinden. Sowohl Leptom als Hadrom sind seitlich und nach innen zu von mechanischen Elementen umgeben; im Centrum des Gefäßbündels befinden sich einige größere Zellen von rundlichem Querschnitte, die ein »Markgewebe« repräsentieren.

Der dorsiventrale Bau ist bei *T. Zollingeri* nicht nur an den früher beschriebenen Gewebsarten ausgeprägt, er lässt sich sogar an der Schutzscheide des Gefäßbündels erkennen. Die Dorsiventralität besteht vor allem in der ungleichen Verdickung der gegen die Oberseite und gegen die Unterseite gekehrten Endodermiszellen: diese sind deutlich stärker verdickt als jene. Dies gilt jedoch nur für die mittleren Theile der Wurzel, wo die Verdickung eine mäßig starke ist; in der Nähe der Vegetationsspitze, wo die Endodermiszellen erst im Begriffe sind, ihre Wände zu verdicken, ist ein Unterschied zwischen Ober- und Unterseite kaum wahrnehmbar. Ebensowenig in nächster Nähe der Wurzelbasis, wo die Verdickungsschichten von großer Mächtigkeit sind, so dass das Lumen der Endodermiszellen verschwindend klein ist.

In zweiter Linie ist hervorzuheben, dass die Durchlasszellen der Endodermis auf der Unterseite häufiger als auf der Oberseite vorkommen. Schließlich gibt sich die Dorsiventralität auch in der oben und unten meist etwas abgeflachten Querschnittsform des Gefäßbündels kund.

Zusammenfassung.

Die Assimilationsorgane von *Taeniophyllum Zollingeri* bestehen ausschließlich aus dorsiventral gebauten Luftwurzeln von folgendem Bau:

1. Die zweischichtige Wurzelhülle bleibt nur auf der Ventralseite erhalten.

2. Die Exodermis, die auf der Dorsalseite frei zutage tritt, ist hier stärker entwickelt als auf der Ventralseite.

3. Durchlass- und Pneumathodenzellen befinden sich nur auf der Ventralseite.

4. Die Zellwände der gewöhnlichen Exodermiszellen bestehen aus abwechselnd verkorkten und nicht verkorkten Schichten; die Wände der Durchlasszellen sind schwach verkorkt.

5. An älteren Theilen der Wurzel können die Durchlasszellen durch keilförmige, chlorophyllose, verkorkte Rindenparenchymzellen verstopft werden.

6. Außer den gewöhnlichen Exodermiszellen, den Durchlass- und Pneumathodenzellen kommt in der Exodermis noch eine vierte Art von Zellen vor. Es sind dies vereinzelt oder in größerer Anzahl nebeneinander auftretende, sehr dünnwandige, abgestorbene Exodermiszellen, in die sich die angrenzenden Rindenparenchymzellen einkeilen. Diese besitzen etwas verdickte und verkorkte Wände, entbehren des Chlorophylls und haben offenbar die Function, die Transpiration durch die darüber befindlichen, sehr dünnwandigen Exodermiszellen herabzusetzen.

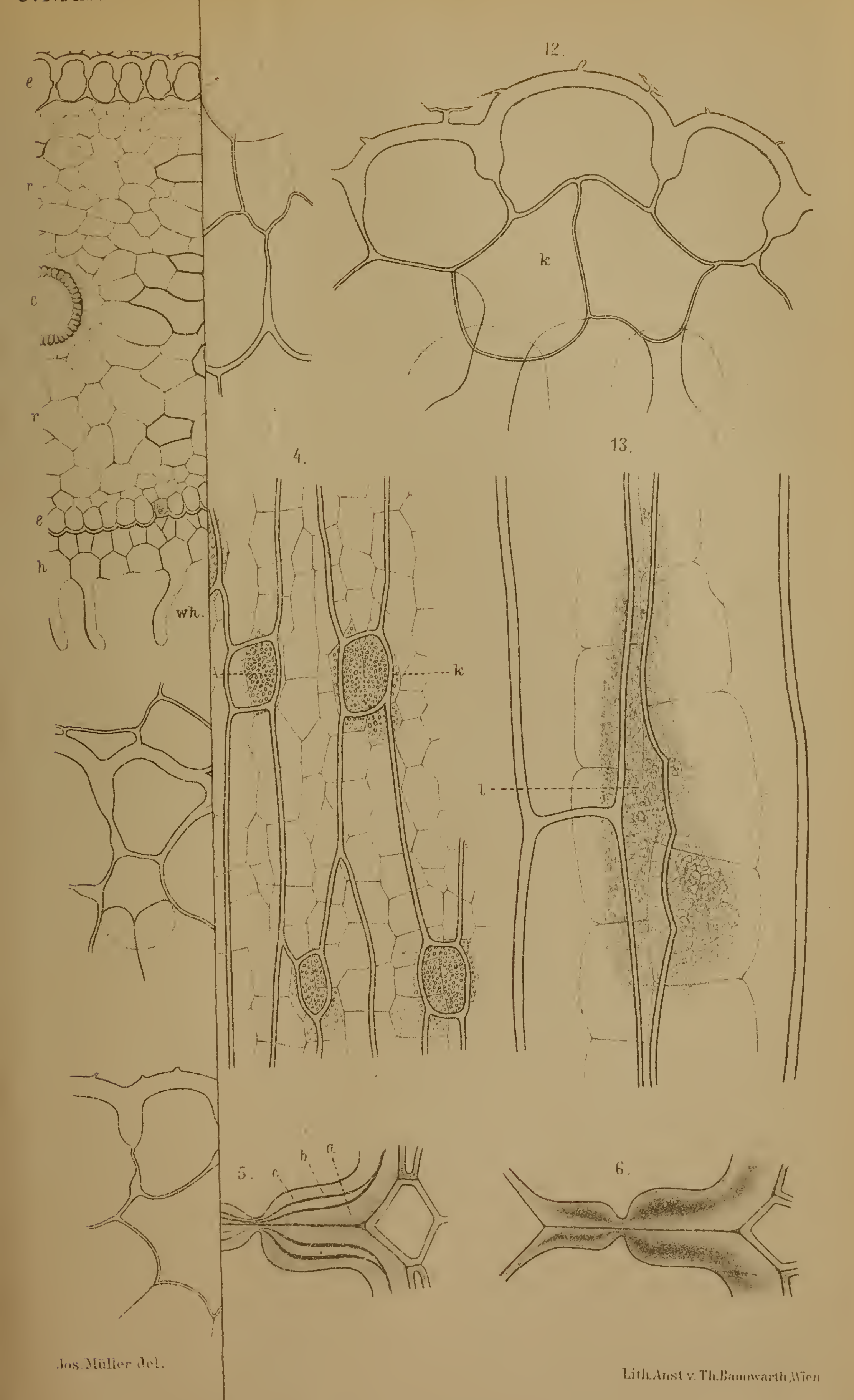
7. Etwas verdickte, verkorkte und chlorophyllfreie Rindenparenchymzellen treten auch bei mechanischen Verletzungen der Exodermis auf. Hier stellen sie unzweifelhaft ein Vernarbungsgewebe vor.

8. Das Rindenparenchym besteht aus chlorophyllhaltigen Zellen, Raphidenschläuchen, Wasserzellen (?), den erwähnten Verstopfungs- und Vernarbungszellen und den sogenannten »cellules aquifères«, die an die Pneumathodenzellen angrenzen.

9. Das Gefäßbündel ist hexarch, heptarch oder octarch. Die Schutzscheide oder »Endodermis« besteht aus stark verdickten Zellen und aus dünnwandigen, plasmareichen Durchlasszellen. Die Dorsiventralität der Luftwurzeln lässt sich auch im Bau der Endodermis nachweisen, indem einerseits die Endodermiszellen auf der Dorsalseite schwächer verdickt sind als auf der Ventralseite und anderseits die Durchlasszellen auf der Ventralseite häufiger als auf der Dorsalseite vorkommen.

Zum Schlusse möchte ich noch Folgendes hervorheben. Trotzdem bei assimilierenden Luftwurzeln die Dorsiventralität oft sehr ausgeprägt sein kann, so ist ein typisches Palissadengewebe, welches bei assimilierenden Blättern und Stengelorganen so allgemein verbreitet ist, bei den bisher bekannten Assimilationswurzeln nicht zu beobachten.

Dies gilt speciell auch für *Taeniophyllum Zollingeri*, in dessen Assimilationswurzeln man Palissadengewebe um so eher erwarten möchte, als dieselben an den natürlichen Standorten der Pflanze sehr häufig directer Insolation ausgesetzt sind. Diese merkwürdige Unfähigkeit der Assimilationswurzeln, das für andere Assimilationsorgane — Blätter und Stengel — so charakteristische Palissadengewebe auszubilden, findet sein Analogon in ihrer Unfähigkeit, Spaltöffnungen zu producieren, die bei den Assimilationswurzeln, wie bei Luftwurzeln überhaupt, durch anders gebaute Pneumathoden ersetzt werden.



Jos. Müller del.

Lith. Anst v. Th. Bannwarth, Wien

)0.

Erklärung der Abbildungen.

(Sämmtliche Figuren beziehen sich auf *Taeniophyllum Zollingeri.*)

Fig. 1. Die Hälfte eines Querschnittes durch den mittleren Theil einer Luftwurzel; *h* Wurzelhülle, *e* Exodermis, *r* Rindenparenchym (die darin befindlichen Chloroplaste wurden nicht eingetragen), *c* Centralstrang, *wh* Wurzelhaare, *d* Deckzellen, *k* Kurzzellen, *p* Pneumathode, *w* Wasserzellen, *v* das Ende eines Verstopfungsapparates, wo die keilförmigen Rindenparenchymzellen noch zu sehen sind, die dünnwandige Exodermiszelle aber nicht mehr.

Fig. 2. Querschnitt durch eine »Kurzzelle« der Exodermis.

Fig. 3. Eine verstopfte »Kurzzelle«; *k* die keilförmigen, chlorophyllosen Rindenparenchymzellen, welche die Verstopfung bewerkstelligen.

Fig. 4. Oberflächenschnitt von der Unterseite der Wurzel; doppelt contouriert sind die gewöhnlichen Exodermiszellen und die »Kurzzellen« *(k)*, einfach contouriert die Wurzelhüllzellen; *d* Deckzellen.

Fig. 5. Eine Radialwand zweier benachbarter Exodermiszellen der Oberseite, nach Behandlung mit Chlorzinkjod; die Schichten *a* und *c* sind schmutzig grauviolett, *b* gelblichgrün gefärbt; die schmalen, dunkel gezeichneten Lamellen sind gelblich.

Fig. 6. Desgleichen, nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure; die dunkel gezeichnete Schichte ist roth gefärbt, die übrigen fast farblos.

Fig. 7. Ein Theil eines Querschnittes durch das Gefäßbündel mit der inneren Schutzscheide (Endodermis, *s*); *d* Durchlasszelle, *p* Pericambium, *h* Gefäßplatten, *l* Leptombündel, *m* mechanische Elemente, *ma* Mark.

Fig. 8. Querschnitt durch einen Verstopfungsapparat; *e* dünnwandige Exodermiszelle, *k* sich darin einkeilende, chlorophyllose Rindenparenchymzellen, *w* Reste der Wurzelhülle.

Fig. 9. Desgleichen; nur ist hier eine größere Anzahl von Verstopfungszellen *(k)* vorhanden und die in Fig. 8 noch zusammenhängenden Reste der Wurzelhülle sind hier eingerissen.

Fig. 10. Wie in Fig. 9, jedoch sind hier die Radialwände *(r)* der dünnwandigen Exodermiszellen wenigstens theilweise erhalten.

Fig. 11. Drei Verstopfungsapparate nebeneinander.

Fig. 12. Querschnitt durch das Ende eines Verstopfungsapparates; die keilförmigen Zellen kommen unter einer gewönlichen Exodermiszelle zu liegen.

Fig. 13. Flächenansicht eines Verstopfungsapparates; die gewöhnlichen Exodermiszellen sind doppelt contouriert; der schmale Spalt zwischen denselben wird von einer dünnwandigen Exodermiszelle *(e)* gebildet Einfach contouriert sind die Verstopfungszellen.